AMAZONIANA	XI	2	167 – 184	Kiel, Juli 1990

Vegetationskundliche Beobachtungen an Flachwasserseen nahe der Mündung des Rio Ypané, Paraguay

von

Achim Wolf

Achim Wolf, Botanisches Institut der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, D - 2300 Kiel, FRG.
(zum Druck angenommen: Juni 1990)

Observations on the vegetation of some shallow lakes near the mouth of the Rio Ypané, Paraguay

Abstract

The floating vegetation and the littoral vegetation of some shallow lakes near the mouth of the Rio Ypané were investigated. Transects were established for the study of: 1. the initial stages of a 'floating meadow' (= 'embalsado') on a small nutrient rich lake. 2. two 'embalsados' – probably developed differently – on lakes, which seem to be so-called 'Umlaufseen' on a 'fossil' flood-plain generated by the Rio Ypané. 3. the zonation of the vegetation on the margin of one of the oxbow lakes along the Rio Ypané. The communities especially of the grazed margins along these lakes seem to be widespread in the subtropical region of South America.

Keywords: **floating meadow, littoral vegetation, 'Umlaufsee', oxbow lake, 'fossil' flood-plain.**

Resumo

Estudou-se a vegetação flutuante e a marginal de diversos lagos rasos perto da desembocadura do Rio Ypané no Rio Paraguay. Descreve-se e apresenta-se por transectos: 1. os estados iniciais de um 'tapete flutuante' ('embalsado') sobre um pequeno lago, rico em nutrientes; 2. dois 'embalsados' – provalmente desenvolvidos diferentemente – sobre lagos que parecem ser 'Umlaufseen' numa planície aluvial 'fossil' (sub-recente) depositada pelo Rio Ypané; 3. o zoneamento da vegetação de um dos lagos 'de ferradura' ('oxbow lakes'; meandros cortados) ao longo do Rio Ypané. As comunidades, especialmente das margens pastoreados destes lagos, parecem ser largamente distribuídas na região subtropical da América do Sul.

0065-6755 / 1990 / 167 / © MPI für Limnologie, AG Tropenökologie, Plön; INPA, Manaus

Einleitung

An der Mündung des Rio Ypané, eines linken Nebenflusses des Rio Paraguay, ist vom Flugzeug aus eine auffällige Ansammlung von Seen mit unterschiedlichen Verlandungsmustern zu erkennen. Bei einem Besuch dieser Seen stellte sich heraus, daß sie mit Schwingdecken verlanden, und daß diese sich größtenteils bereits in einem fortgeschrittenen Stadium befanden. Solche 'Schwimmenden Wiesen' oder 'embalsados' der tropischen und subtropischen Region Südamerikas waren erst vereinzelt Gegenstand spezieller Publikationen (SCHULZ 1961; JUNK 1970; TUR 1972; NEIFF 1982). Zusammen mit den – häufig als 'camalotales' bezeichneten – schwimmenden Decken, die allein aus Schwimmpflanzen aufgebaut werden und noch keinerlei Torfbildung aufweisen, scheinen sie vor allem hinsichtlich ihres Zusammenspiels mit der Fauna zunehmend von wissenschaftlichem Interesse zu sein (z. B. JUNK 1973; NEIFF & POI DE NEIFF 1978; SAINT-PAUL & SOARES 1987).

Untersuchungsgebiet

Die untersuchten Gewässer liegen ca. 15 km SSO Concepción in einem fast 200 km² großen Seengebiet direkt südlich des Rio Ypané im äußersten nordwestlichen Zipfel des Dpto. San Pedro. Auf der Karte dieses Gebietes im Maßstab 1 : 50000 (5473 IV, Puerto Ybapobó), vor allem aber den Luftbildern des Instituto Geografico Militar (z. B. Nr. 04041), erkennt man, daß sich hier dicht gedrängt beieinander viele, zumeist auffällig rundliche und unterschiedlich weit verlandete Stillgewässer befinden (vgl. Abb. 1). Aus der Luft betrachtet haben diese Gewässer in Form und Anordnung eine sehr hohe Ähnlichkeit mit den Seen, die WILHELMY (1958a, b) in seinen ersten Beschreibungen sogenannter Umlaufseen und Dammuferseen abgebildet hat. Die aus der Karte ablesbare Form des Seengebietes ließ vermuten, daß es sich um einen fast ebenen Schwemmkegel des Rio Ypané handeln könnte, mit dem als Dammuferfluß ausgebildeten Rio Ypané und einem entsprechenden Formenschatz an Stillgewässern, wie ihn POPOLIZIO (1970, S. 19) entlang der aus dem argentinischen Chaco kommenden Nebenflüsse des Rio Paraná beobachtet hat. Erst im Gebiet aber erkennt man, daß der Rio Ypané nahe seiner Mündung in den Rio Paraguay in einer bis zu 1,5 km breiten Aue mäandriert, die ca. 5 m niedriger als die Oberfläche des Schwemmkegels liegt. Soweit es zu ermitteln war, liegen die Seen damit außerhalb der Reichweite der Hochwässer des Rio Ypané bzw. auch des Rio Paraguay.

In diese Aue münden von Norden her eine Reihe von Erosionsrinnen mit relativ steilen Ufern (vgl. Abb. 1). Der Südrand der Aue ist dagegen über weite Strecken ein wohlerhaltener Hang, der lediglich in der Umgebung des Gewässers Nr. 1 in einem relativ eng begrenzten Bereich durch ein System von Rinnen mit zum Teil stark abgeflachten Hängen zerschnitten ist. Über diesen Bereich erfolgt offenbar bereits seit langer Zeit die Entwässerung eines großen Teils des Seengebietes. An den Stellen, an denen die Prallhänge der Mäander an den südlichen Rand der Aue stoßen, lassen sich an den mehrere Meter hohen Steilwänden die relativ wenig verfestigten und sicherlich quartären Sedimente des Schwemmkegels beobachten.

Die Stillgewässer außerhalb der Aue können also wohl nur dann ursächlich mit dem Rio Ypané in Verbindung gebracht werden, wenn man annimmt, daß sich in erdgeschichtlich jüngster Zeit der Schwemmkegel gehoben habe, so daß sich der Rio Ypané am nördlichen Rand dieses Gebietes in seine eigenen Sedimente eingrub. Sehr ähnliche, durch tektonische Hebungen entstandene Bereiche "alter Varzea" haben MAACK (1962, S. 14) aus dem Osten Paraguays und POPOLIZIO (1970) aus dem Nordosten Argentiniens beschrieben. Solche tektonischen Bewegungen werden auch entlang des Rio Paraguay noch bis in das Holozän hinein angenommen (WIENS 1986). Eine dem Seengebiet am Rio Ypané sehr ähnliche rezente geomorphologische Einheit am Rio Paraná haben IRIONDO & DRAGO (1972) als eine Ebene mit behindertem Abfluß ("llanura con avenamiento impedido") bezeichnet. Hier am Rio Ypané wäre sie also dem Fluß, der sie gebildet hat, enthoben worden. Diese Seen dürften damit also etliche Jahrhunderte bis möglicherweise einige Jahrtausende alt sein.

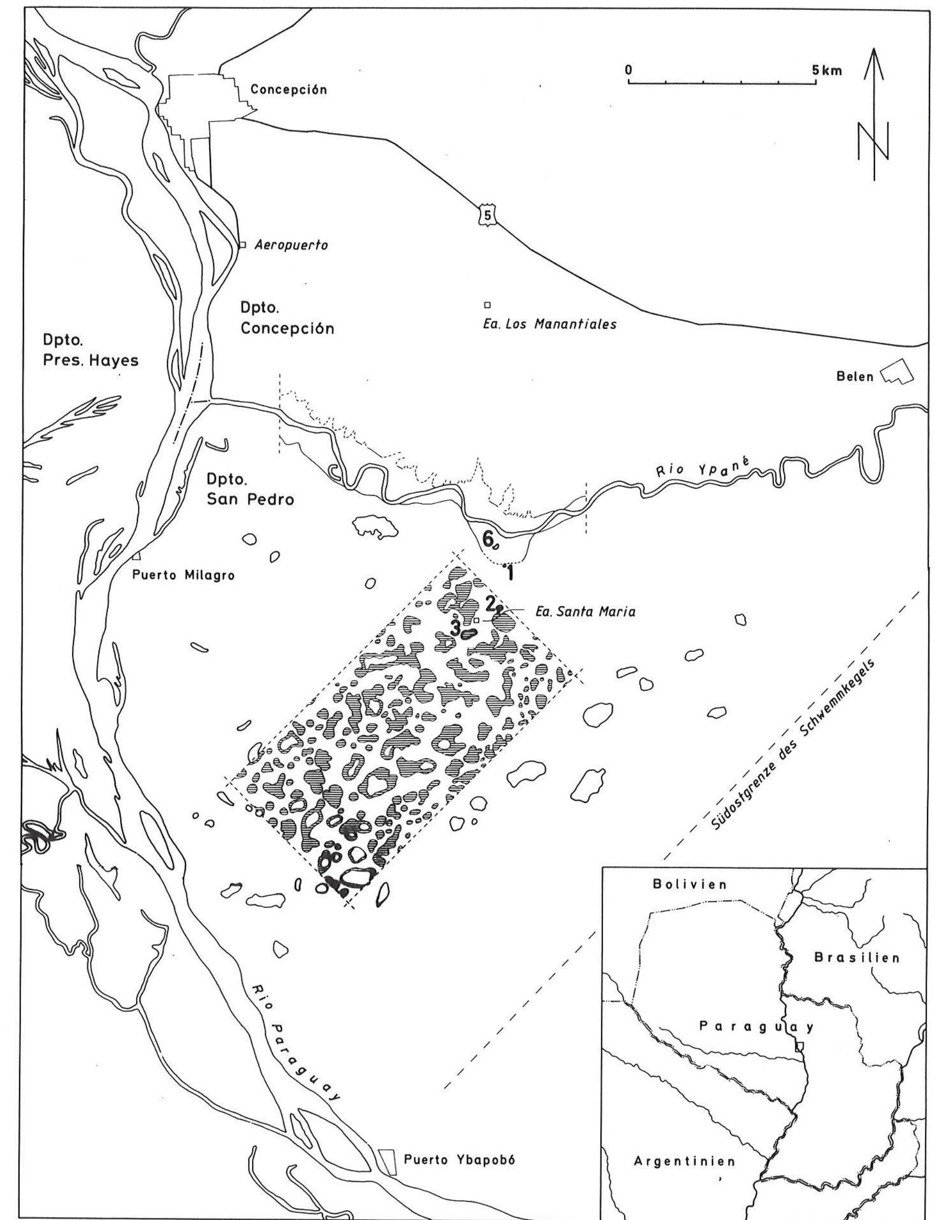


Abb. 1:
Karte des Mündungsgebietes des Rio Ypané mit ausschnittsweiser Darstellung seiner Talaue und der größtenteils mit 'Schwimmenden Wiesen' (schraffiert) bedeckten Gewässer des ehemaligen Schwemmkegels.

Von den vier näher untersuchten Gewässern liegen zwei (Nr. 2 und 3) auf dem Gebiet des Schwemmkegels (vgl. Abb. 1). Ein Gewässer (Nr. 6) ist Teil eines ausgedehnten Systems von relativ jungen Altarmen in der Talaue und wird regelmäßig von den alljährlichen Hochwässern erreicht. Das vierte Gewässer (Nr. 1) schließlich liegt auf einer breiten Schulter in dem Bereich des Auenhanges, über den, wie beschrieben, wohl ein großer Teil der Entwässerung des alten Schwemmlandes zum Rio Ypané erfolgt, und verfügt damit als einziges zumindest über einen erkennbar ausgeformten Abfluß.

Alle vier Gewässer haben in normalen Jahren permanente Wasserführung. Lediglich bei den kleineren flacheren Senken (z. B. Nr. 1) besteht die Möglichkeit, daß sie in größeren zeitlichen Abständen nach langen Dürreperioden vollständig austrocknen. Die Wasserstände in den Seen waren zur Zeit der Untersuchung gegen Ende der Trockenzeit entsprechend niedrig. Aufgrund der sehr geringen Niederschläge im November und Dezember 1985 (Abb. 2) dürften die Wasserstände in den untersuchten Seen jedoch gegen Ende dieses Jahres noch deutlich unter die in den Transekten eingetragene Marke gefallen sein.

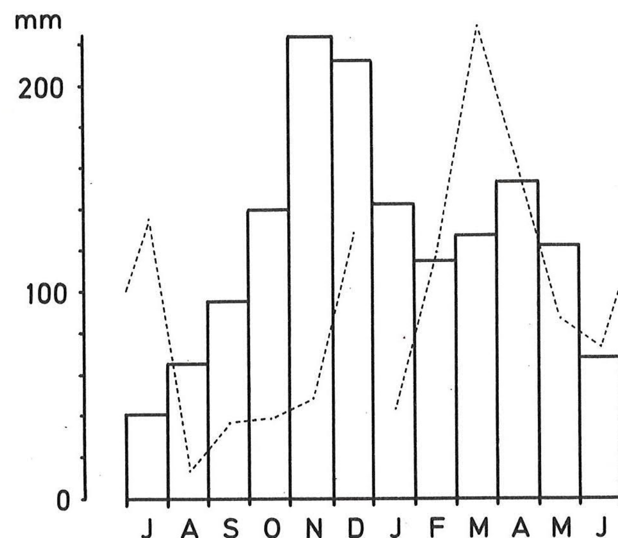


Abb. 2: Mittlere monatliche Niederschlagsmengen und monatliche Niederschlagssummen des Jahres 1985 (- - -) in der Umgebung von Concepción (1972 - 1978: Militärposten am Flugplatz von Concepción; 1979 - 1985: Estancia Los Manantiales). Die mittlere jährliche Niederschlagsmenge beträgt etwa 1500 mm.

Aufgefangene Niederschläge hatten folgende Werte für Leitfähigkeit und pH: 2.11.85: 17 µS/cm, ~5; 3.11.85: 15 µS/cm, 4,7. Die entsprechenden Werte im Niedrigwasser führenden Rio Ypané waren: 29.9.85: 30 µS/cm, 7,2; 3.11.85: 31 µS/cm, 6,3.

Der Boden der Senken war wegen seiner festen Konsistenz mit Stöcken (z. T. von den tragfähigen Schwingdecken aus) leicht zu ertasten. Lediglich in dem vom Weidevieh zertretenen Uferbereich war dieser Horizont nicht einmeßbar. Hier wurden die Neigung des Ufers und soweit wie möglich die Oberfläche der Sedimente mit einer Schlauchwaage ausnivelliert. In horizontaler Richtung wurden auf einem ca. 2 m breiten Profilstreifen innerhalb deutlich erkennbarer Abschnitte der Vegetationszonierung alle auftretenden Arten notiert, ihre Deckung in drei Stufen abgeschätzt (dominant und subdominant; häufig; vereinzelt) und mit wenigen Ausnahmen herbarisiert.

Beschreibung der untersuchten Gewässer

Das Gewässer Nr. 1 liegt ca. 600 m südlich des Rio Ypané etwa in halber Höhe des Auenhanges, der hier auf einer Breite von fast einem Kilometer vielfach zertalt ist. Die etwa 40 x 60 m große Senke hat in nördlicher Richtung einen flachen Abfluß, der zur Zeit der Untersuchung gegen Ende der Trockenzeit trockengefallen war. Das Gewässer ist auf einer größeren Weidefläche eine der wenigen Tränken und wird entsprechend häufig von der dort weidenden Rinderherde besucht. Nicht allein wegen des Weideviehs, sondern wohl auch wegen seiner Funktion als Sedimentfalle im Abflußbereich eines großen Teiles des Seengebietes ist der Nährstoffeintrag in dieses Gewässer offensichtlich recht hoch: der Boden war mit einer (zumindest am Rande) bis zu 30 cm mächtigen Faulschlammschicht bedeckt, aus der beim Durchwaten große Mengen an Faulgasen freiwurden; die Leitfähigkeit des Wassers war sehr hoch: innerhalb von etwa 5 Wochen, während derer der Wasserspiegel um einige dm absank, stieg sie von 1050 µS/cm (29.9.85) auf 1600 µS/cm (2.11.85).

Der erst kurzzeitig trockengefallene Ufersaum wurde dominiert von *Hydrocotyle ranunculoides*; daneben bultig getretene *Rhynchospora corymbosa* und stellenweise auch *Cyperus giganteus*. In den zahlreichen Trittsiegeln hielten sich Schwimmpflanzen wie *Pistia stratiotes*. Nur am nordöstlichen Rand bestand noch eine mehr oder minder zusammenhängende Röhrichtzone, in der neben *Cyperus giganteus* vor allem *Typha domingensis* dominierte. Die Wasserfläche war ufernah stellenweise sehr dicht mit schwimmender Vegetation bedeckt, in der einige der größeren Arten einzelne Herden bildeten: *Pistia stratiotes* (besonders am westlichen Ufer, das am regelmäßigsten vom Vieh besucht wurde (vgl. Foto 1; Tab. 1)), *Ludwigia helminthorrhiza* (vor allem im Schutze der Röhrichtinsel), und *Limnobium laevigatum*. Mehr oder weniger gleichmäßig dazwischen verteilt schwammen die kleineren Arten wie *Azolla* cf. *filiculoides* und vor allem *Wolffiella lingulata* und *Wolffia columbiana*. Den bei weitem größten Teil der Wasserfläche aber nahm eine schwimmende Decke ein, die zur Mitte hin immer dichter verwoben war. Randlich waren es zunächst überwiegend *Limnobium laevigatum*, und zum Zentrum hin dann in zunehmendem Maße *Ludwigia helminthorrhiza*, die diese Decke aufbauten. Die ufernächsten Bereiche waren vor allem von *Hydrocotyle ranunculoides* noch recht locker verwoben, so daß z. B. Wasserfarne und Wasserlinsen noch regelmäßig Platz fanden. Der anschließende Bereich konnte wegen eines dichten Netzes aus Ausläufern von *Leersia hexandra* und *Scirpus cubensis* var. *paraguayensis* bereits kaum noch zerteilt werden. Im dichtesten mittleren Teil dominierten schließlich *Scirpus cubensis* und stellenweise auch *Ludwigia hexapetala*; beide reichlich blühend.

Die Abb. 3 zeigt die Abfolge der Vegetationszonen in etwas stärkerem Maße schematisiert als in den folgenden Transekten, da die schwimmende Decke randlich zum Teil ausfranste und daher verwobene Bereiche und offene Stellen mit frei schwimmender Vegetation kleinräumlich abwechselten.

Das Gewässer Nr. 2 ist von einem weitgehend recht dichten Waldstreifen umgeben, den ein am nördlichen Ufer entlangführender häufig benutzter Viehweg quert. Das Ufer war daher zum südlichen Teil des Sees hin abnehmend stark von Weidevieh beeinflußt. Die Wasserfläche maß ca. 150 x 100 m.

Tab. 1: Pleustophyten-beherrschte Vegetation in den ufernahen Bereichen von Gewässer 1 und 2.

Aufnahmenummer:	1	2	5	6	4	3
Datum:	11.10.85		12.10.85			
Aufnahmefläche [m²]:	20	25	25	25	25	16
Artenanzahl:	7	9	12	14	15	18
Wassertiefe [cm]:	10-35	30-50	30-40	30-50	30-50	20-35
Gewässer Nr.:	1	1	2	2	2	2
Leitfähigkeit [µS/cm] (2.11.85):	1600		56			
Limnobium laevigatum HEINE	1	2a		2b	2b	2a
Wolffiella lingulata HEGELM.	2m	2m		2m	2m	2m
Lemna cf. *minuscula* HERTER	2m	2m		1	2m	2m
Salvinia cf. *minima* BAKER	3	3			2m	1
Pistia stratiotes L.	4	4				+
Wolffia columbiana KARSTEN	2a	2a				
Ludwigia helminthorrhiza HARA		1			+	
Salvinia auriculata AUBLET			4	4	4	3
Azolla cf. *filiculoides* LAM.					1	2m
Ceratopteris pteridoides HIERON.						1
Scirpus cubensis KUNTH s. l.		1	+	1	2m	1
Hydrocotyle ranunculoides L. f.	1	2a		1		
Eichhornia azurea KUNTH			r	1	1	+
Alternanthera philoxeroides GRISEB.					+	+
Hydrocleys nymphoides BUCHENAU			2a	2a	2a	2a
Utricularia obtusa SWARTZ			1	1	1	1
Nymphoides indica KUNTZE			+	+		+
Cabomba australis SPEG.			1			+
Poaceae			+	+	2m	+
Pontederia cordata L. var. *cordata*			+	+	1	
Ludwigia spec.			+	+		
Eleocharis obtusetrigona STEUD.					1	1
Eleocharis interstincta ROEM. & SCHULT.			2m			
Aeschynomene montevidensis VOGEL			1			
Enhydra anagallis GARDN.				1		
Rhynchospora corymbosa BRITTON						3



Foto 1:
Rinderherde an Gewässer Nr. 1.

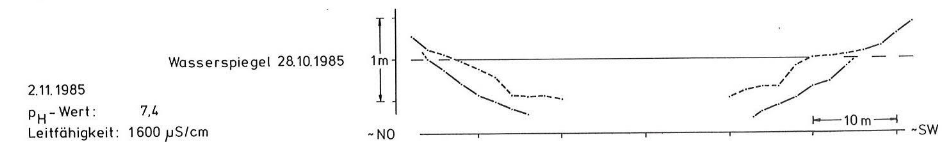


Abb. 3:
Leicht schematisiertes Transekt an Gewässer Nr. 1.

Das Transekt (Abb. 4) beschreibt die Ausbildung der Vegetation am südlichen Ufer, wo der Waldstreifen zu einem lichten Bestand von *Sapium haematospermum* stark auflockerte und nur einen schmalen Riegel zur benachbarten Senke bildete. In dem höchsten Bereich zwischen diesen beiden Gewässern bestimmten einige höhere Stauden den Aspekt, sowie vor allem auch die Horste eines Hochgrases (*Schizachyrium* spec.). Unterhalb daran schloß sich ein kaum zertretener niedriger Rasen an, in dem noch etliche Bäume (*Sapium haematospermum*) sowie einige Ruten von *Aeschynomene montevidensis* standen (Foto 2). Dominiert wurde dieser Rasen von den kleinwüchsigen Binsenarten *Eleocharis minima* und *E. sellowiana*. Sehr bezeichnend für diesen Bereich waren auch *Echinodorus tenellus, Luziola peruviana* und *Mayaca fluviatilis*.

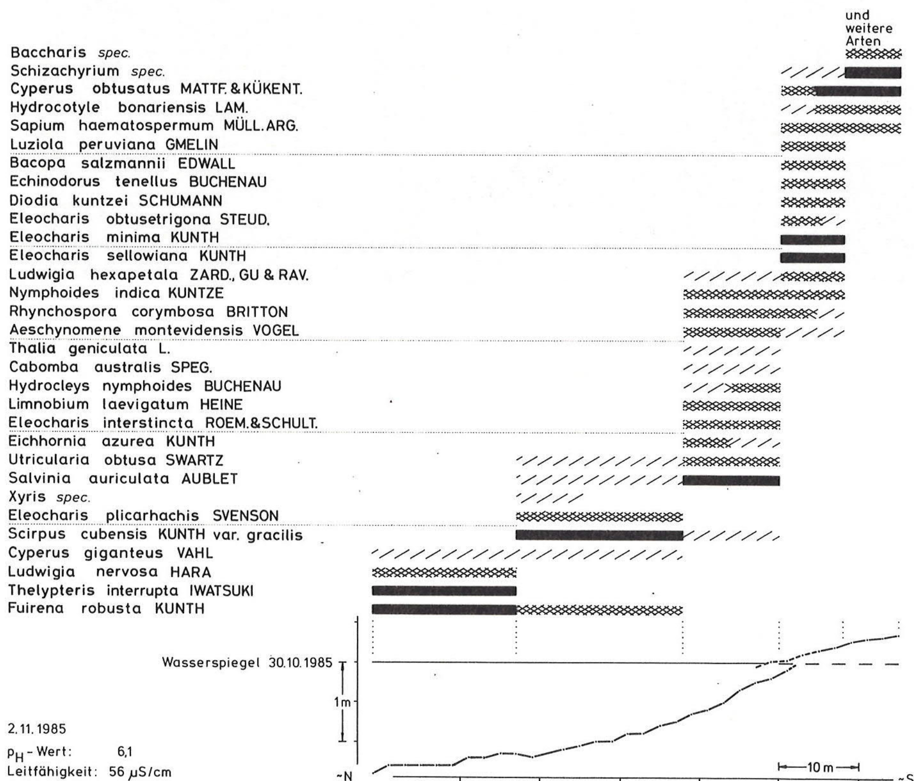


Abb. 4:
Transekt an Gewässer Nr. 2.

Die im ufernahen Bereich schwimmende Vegetation wurde von *Salvinia auriculata* beherrscht. Die zusammen mit *Limnobium laevigatum* gebildeten Decken waren bereits locker mit *Scirpus cubensis* besiedelt. Dazwischen fluteten *Eichhornia azurea* und *Alternanthera philoxeroides*, sowie Scheiden und geknickte Halme von *Eleocharis obtusetrigona* und *E. interstincta*. Insgesamt war diese Decke aber lückig genug, um neben Schwimmblattpflanzen wie *Nymphoides indica* und *Hydrocleys nymphoides* auch noch kleinen überwiegend

untergetauchten Arten wie *Cabomba australis* und *Utricularia obtusa* Licht und Raum zu lassen (vgl. Tab. 1). Den Aspekt dieses Uferbereiches bestimmten aber vor allem etliche lange Ruten von *Aeschynomene montevidensis*.

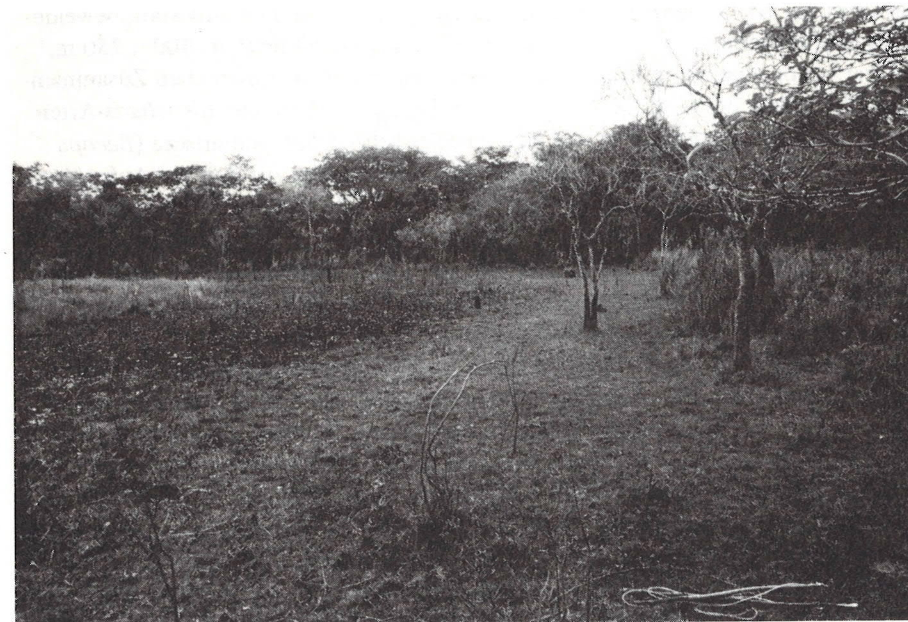


Foto 2:
Gewässer Nr. 2 im Bereich des Transektes.

Eine in dieser Zone genommene und sofort fixierte Wasserprobe, die später in Kiel (Städtisches Laboratorium) analysiert wurde, hatte folgende Werte: Gesamtphosphor (unfiltriert): 50 µg P/l; Ammonium-Stickstoff: 1300 µg N/l; Nitrat-Stickstoff: 45 µg N/l. Diese Probe hatte nach Analyse des Max-Planck-Institutes für Limnologie in Plön folgende Kationen-Gehalte: Na 8,51 mg/l; K 6,34 mg/l; Mg 0,86 mg/l; Ca 2,41 mg/l; Si 1,25 mg/l; Fe 0,21 mg/l; Mn 0,11 mg/l. Zum Zeitpunkt der Probennahme wurde im Gewässer eine elektrische Leitfähigkeit von 56 µS/cm gemessen.

Der innerhalb des Transektes etwa 20 m breite Rand der 'Schwimmenden Wiese', die den zentralen Bereich des Gewässers bedeckte, war bultig aufgelockert und daher kaum zu betreten. Die einzelnen Bulte wurden überwiegend aus *Scirpus cubensis* var. *gracilis* aufgebaut. Zur Mitte des Sees hin schlossen sie dichter zusammen, so daß zwischen ihnen die kleinen freien Wasserflächen mit einigen Exemplaren von *Salvinia auriculata* und *Utricularia obtusa* immer seltener wurden. Schließlich waren auf diesen Bulten bereits weitere Pflanzen zu finden, wie z. B. eine *Xyris*-Art und auf der nördlichen Seite auch mehrfach *Erechthites hieracifolia* var. *cacalioides*.

Der sehr gut tragfähige innere Bereich der 'Schwimmenden Wiese' war zumindest in seiner oberen Schicht überwiegend aus *Fuirena robusta* aufgebaut. Hier war die Decke bereits relativ dicht mit strauchigen Pflanzen besiedelt; vor allem mit der buschigen *Ludwigia nervosa* und dem Rutenstrauch *Aeschynomene* cf. *rudis*. Besonders häufig waren daneben *Thelypteris interrupta*, sowie außerhalb des Transektes auf schwach bultig erhöhten Bereichen *Imperata brasiliensis* und *Pityrogramma calomelanus*.

Das Gewässer Nr. 3 liegt nahe der Estancia Sta. Maria in einem relativ stark beweideten Bereich des Seengebietes. Es ist von länglich-ovaler Form und mißt ca. 400 x 250 m. Umgeben war es von einem kurzrasigen Uferstreifen, der in seiner floristischen Zusammensetzung sehr stark dem des Gewässers Nr. 2 glich (Abb. 5). An Stelle der *Eleocharis*-Arten kamen hier aber neben *Luziola peruviana* eine niedrigwüchsige Scrophulariacee (*Bacopa salzmannii*) sowie *Mayaca sellowiana* zur Dominanz. Auch in dem zur Zeit der Aufnahme gerade noch überfluteten unteren Bereich des Rasens waren diese Arten noch sehr häufig. In diesem lückig zertretenen Streifen dominierte *Nymphoides indica*. (Außerhalb des Transektes waren auch in dieser unteren Zone die für diesen Vegetationstyp neben *Echinodorus tenellus* offensichtlich bezeichnenden Arten *Eleocharis sellowiana* und vor allem *Eleocharis minima* sowie *Hydrocotyle bonariensis* anzutreffen).

Der folgende Bereich mit weitgehend freier Wasserfläche war sicherlich aufgrund einer geringeren Menge an pflanzenverfügbaren Nährstoffen innerhalb des Wasserkörpers deutlich weniger mit schwimmender Vegetation bedeckt als der vergleichbare Bereich des Gewässers Nr. 2. Entsprechend häufig waren einerseits Schwimmblattpflanzen wie *Nymphoides indica* und – z. T. an anderen Uferabschnitten – *Hydrocleys nymphoides* und *Sagittaria guyanensis*, sowie andererseits die submersen *Utricularia*-Arten. Dominierend in dieser Zone war *Sagittaria rhombifolia*; und dazu gesellten sich auch schon alle Arten, die die anschließende 'Schwimmende Wiese' aufbauten (Foto 3).



Foto 3:
Gewässer Nr. 3 im Bereich des Transektes.

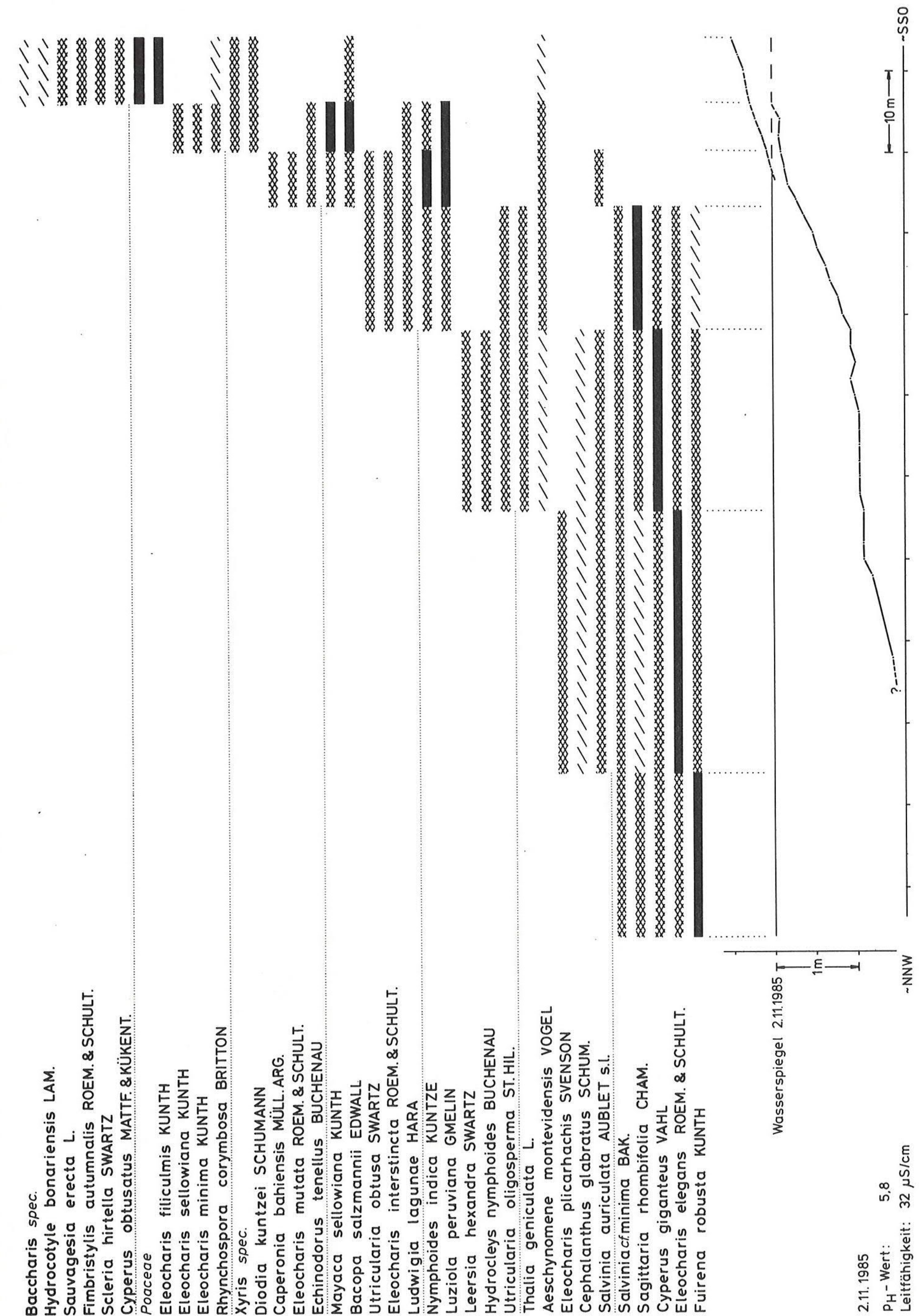


Abb. 5:
Transekt an Gewässer Nr. 3.

Randlich war diese Decke wiederum noch relativ aufgelockert und entsprechend artenreicher als die inneren Bereiche. Hier am Rand dominierte zunächst *Cyperus giganteus* und anschließend *Eleocharis elegans*. Der zentrale Teil war dann im wesentlichen aus *Fuirena robusta* aufgebaut. Die Decke war von recht geringer Mächtigkeit und von entsprechend geringerer Tragfähigkeit. Sie flutete noch in Höhe des Wasserspiegels, so daß zwischen den Stengeln der hochwüchsigen Cyperaceen noch etliche Individuen von *Salvinia* spp. schwammen. Andererseits hatte sich mit *Cephalanthus glabratus* bereits eine erste Gehölzart eingestellt.

Das Gewässer Nr. 6 ist ein Altwasser des Rio Ypané mit entsprechend steileren Ufern. Es hatte aufgrund einiger sehr sandiger Wälle, die offenbar von den letzten Hochwässern geschüttet worden waren, eine unregelmäßige, verzweigte Gestalt. Seine Ufer waren von den vier näher untersuchten Seen am geringsten durch Beweidung beeinflußt.

Das Transekt am südlichen Ufer beschreibt den einzigen Bereich dieses Gewässers, an dem – hinter einer schmalen niedrigen Insel – eine schwimmende Vegetation vorkam (Abb. 6). Am gewässerseitigen Ufer der Insel befand sich auf einem schlammigen und von vielen abgestorbenen Rhizomresten durchsetzten Sediment ein lückiger Bestand von überwiegend *Hydrocotyle ranunculoides* und *Ludwigia hexapetala.* Der bereits trockengefallene Bereich war reich an diversen Keimlingen. Die Kuppe der kleinen Insel war bedeckt von einem dichten *Polygonum hydropiperoides*-Bestand, in dem sich schon einige strauchige Arten wie *Cephalanthus glabratus, Hibiscus selloi* und *Mimosa pigra* eingestellt hatten. Der zur Zeit der Aufnahme noch überflutete Bereich zwischen der Insel und dem eigentlichen Ufer wurde von einem *Eichhornia azurea*-Bestand eingenommen. Er war stark durchsetzt von ebenfalls weitgehend flutendem *Polygonum acuminatum, P. hydropiperoides* und *Hydrocotyle ranunculoides*, zwischen denen sich noch etliche Exemplare von *Azolla* cf. *filiculoides* und *Pistia stratiotes* hielten. Am hohen Ufer folgte zunächst ein schmaler Streifen aus helophytischen Hochstauden – vor allem *Thalia geniculata* – mit einem dichten Unterwuchs aus *Polygonum hydropiperoides*. Wie an allen anderen untersuchten Uferabschnitten, war auch hier *Rhynchospora corymbosa* ein stetes Element dieser Wechselwasserzone. Der anschliessende Bereich wurde einerseits beherrscht von den übermannshohen Horsten von *Panicum prionitis, Paspalum haumanii* und *P.* cf. *exaltatum*, sowie andererseits von den Büschen *Mimosa pigra* und *M.* cf. *vellosiella* (Foto 4).

Am nördlichen Ufer wurde ein kurzes Transekt über einen der sandigen Wälle gelegt (Abb. 6). Der trockengefallene Sand des Ufers war frei von jeglicher Faulschlammauflage. Unter einer etwa 0,5 cm mächtigen hellbraunen Schicht war er grauschwarz. Auf diesem Uferstreifen fand sich eine sehr offene, lückige Vegetation, die wie am Südufer im wesentlichen aus *Ludwigia hexapetala* und *Hydrocotyle ranunculoides* bestand. Der wie am gegenüberliegenden Ufer darauf folgende schmale Streifen aus überwiegend hochwüchsigen Helophyten war etwas weniger üppig ausgebildet; hier war *Cyperus giganteus* dominant. Die Kuppe des Rückens wurde von einer vergleichbaren Vegetation eingenommen wie das hohe Ufer im Süden; bezeichnend war hier aber ein relativ dichter Unterwuchs aus rasigen Arten wie *Commelina* cf. *elegans, Hymenachne condensata* und zwei weiteren Gräsern.

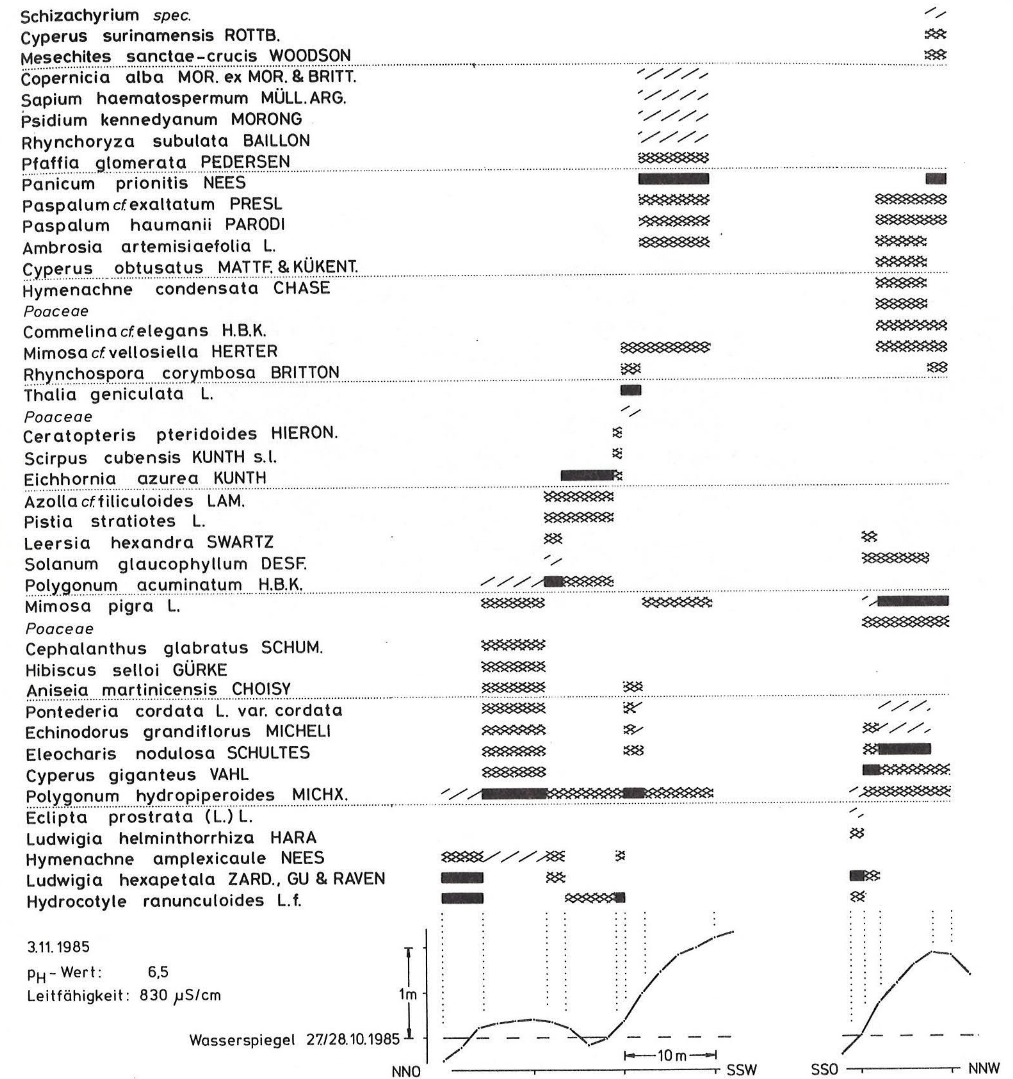


Abb. 6:
Transekte am südlichen und nördlichen Ufer von Gewässer Nr. 6.



Foto 4:
Hochgrasbestände ('pajonales') am südlichen Ufer des Gewässers Nr. 6.

Diskussion

Besonders in den tropischen und subtropischen Regionen sind ausläufertreibende Arten in der Lage, die auf Stillgewässern schwimmenden Decken von (Akro-)Pleustophyten (LUTHER 1949) dauerhaft zu besiedeln. Diese Erscheinung ist bereits vielfach beschrieben worden. *Scirpus cubensis* gilt als die wichtigste Art, die dazu in der Lage ist, und zwar sowohl in der Neuen Welt (z. B. FIEBRIG 1933, S. 24), aus der TUR (1965, 1971) diesen Vorgang eingehend beschrieben hat, wie auch in der Alten Welt (z. B. SCHELPE 1961). Erste eingehendere Bemerkungen über die weitere Entwicklung solcher schwimmenden Decken finden sich bei BURKART (1957, S. 489 f). Zu einer engeren begrifflichen Fassung dieser in Südamerika 'embalsado' genannten 'Schwimmenden Wiesen' hat im wesentlichen SCHULZ (1961) beigetragen. Diese Decken erreichen auf Stillgewässern, die nicht von Hochwässern benachbarter Fließgewässer erreicht werden, und deren schwimmende Vegetation daher auch nicht abgetrieben werden kann, Mächtigkeiten von mehreren Dezimetern. Ältere Entwicklungsstadien können sogar wenige Meter mächtig sein (JUNK 1983, S. 284); sie sind dann auch durch das vermehrte Eindringen von Holzgewächsen gekennzeichnet (vgl. z. B. COOK & GUT 1971). NEIFF (1982) hat diese Entwicklung an 'embalsados' des argentinischen Chacos detailliert beschrieben und sie in 5 Stufen untergliedert. Zuletzt hat ESKUCHE (1986) ebenfalls aus Argentinien einzelne Entwicklungsstadien beschrieben und durch etliche Aufnahmen belegt.

Die üppige Schwimmpflanzengesellschaft auf dem hypertrophen Gewässer Nr. 1 ist gegenüber den bei ESKUCHE (1986, Tab. 28) aufgeführten "*Lemna minuscula - Salvinia minima* - Gesellschaften" durch die streckenweise Dominanz von *Ludwigia helminthorrhiza* ausgezeichnet. Die floristische Zusammensetzung dieser Gesellschaften vor allem hinsichtlich der kleineren Komponenten (Wasserlinsen und Wasserfarne) unterliegt aber u. U. sogar innerhalb eines Jahres starken Schwankungen (ESKUCHE & ROMERO FONSECA 1982, S. 260). Vor allem *Scirpus cubensis* kann also diese schwimmende Vegetation als 'Hydroepiphyt' besiedeln, und damit offenbar die Sukzession zu dichteren Decken einleiten. ESKUCHE & ROMERO FONSECA (1982, Tab. 1) bezeichnen solche Vegetationstypen mit *Pistia stratiotes* als vorherrschender Schwimmpflanze als "manto de *Pistia stratiotes* y *Scirpus cubensis*" (vgl. a. ESKUCHE 1986, Tab. 30). Nach dem Einteilungsversuch von NEIFF (1982, Tab. 1) wird durch das erste Auftreten verschiedener ausläufertreibender Arten – neben *Scirpus cubensis* var. *paraguayensis* hier auch durch *Leersia hexandra* und *Hydrocotyle ranunculoides* – das Übergangsstadium von 'camalotal' zu 'embalsado' gekennzeichnet. Der innere, höherwüchsige Bereich der 'Schwimmenden Wiese' auf dem Gewässer Nr. 1 stellt aufgrund der Dominanz von *Scirpus cubensis* bereits ein Folgestadium dar. Gegenüber der Liste bei NEIFF (1982) ist hier aber *Ludwigia hexapetala (= L. uruguayensis)* bereits ein bestimmendes Element.

WILHELMY (1958a) beschreibt, daß bei kleineren Seen mit starken Wasserspiegelschwankungen, und erst recht bei einer Beweidung der Ufer, die (Akro-)Pleustophyten auf das Zentrum des Gewässers beschränkt bleiben. Daß schließlich auch die 'embalsados' auf solchen Gewässern vom Umfang her stets kleiner als die Wasseroberfläche sind, ist in der Fußnote bei CORREA (1953) bereits erwähnt. Die in diesem vermutlich vorwiegend vom Vieh offengehaltenen Ufersaum am Gewässer Nr. 2 gemachten Vegetationsaufnahmen (Tab. 1) zeigen, daß auch im nährstoffärmeren Milieu eine initiale Besiedlung der schwimmenden Decken durch Hydroepiphyten auftritt (vgl. ESKUCHE 1986, S. 48). Die 'Schwimmende Wiese' auf diesem See befindet sich in einem bereits weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadium. Es stimmt weitgehend überein mit dem von ESKUCHE (1986, S. 52) beschriebenen "*Fuirena robusta* - Ried" auf ähnlich "flachgründigen Seen" der Provinz Corrientes. Eine floristische Entsprechung in der Liste bei NEIFF (1982) von älteren Stadien auf Gewässern des argentinischen Chacos gibt es nicht.

Auch auf dem größten und, wie die gemessene elektrische Leitfähigkeit vermuten läßt, wohl auch nährstoffärmsten der untersuchten Seen ist die 'Schwimmende Wiese' bereits im wesentlichen aus *Fuirena robusta* aufgebaut. Wegen der geringen Mächtigkeit dieser Decke und des Fehlens bezeichnender Arten, wie z. B. der Farne *Thelypteris interrupta* und *Pityrogramma calomelanus*, läßt sich diese Ausbildung der Schwingdecke möglicherweise als jüngeres Stadium des *Fuirena robusta* - Riedes bezeichnen. Bemerkenswert ist hier aber das anscheinende Fehlen von *Scirpus cubensis*. Auch das weitgehende Fehlen anderer Hydroepiphyten, sowie die auch ufernah recht lockere Besiedlung mit (Akro-)Pleustophyten, läßt vermuten, daß unter den (Nährstoff-)Verhältnissen an diesem Gewässer – wie dann vor allem an noch elektrolytärmeren Seen (vgl. z. B. REISS 1973) – keine besiedelbaren (Akro-) Pleustophytendecken aufgebaut werden konnten. Es ist wahrscheinlich, daß hier daher ein prinzipiell anderer Vorgang der Schwingdeckenbildung (vgl. ZIMMERLI 1988, S. 9 f) abgelaufen ist.

Die Vegetation der ufernahen Bereiche der Gewässer Nr. 2 und 3 ist vergleichbar mit den von BECK (1983) von bolivianischen Überschwemmungssavannen beschriebenen "*Eleocharis*-Wechselwasser-Gesellschaften". Unter diesem Namen sind bei ihm Vegetationseinheiten zusammengefaßt, in denen Arten des Uferbereiches vergesellschaftet sind, die einerseits an starke Wasserstandsschwankungen angepaßt und gleichzeitig beweidungsunempfindlich sind. Diese Gesellschaften sind bereits in hohem Maße von den edaphischen Bedingungen des Ufers abhängig. Die unterschiedlichen Nährstoffverhältnisse im Wasserkörper bedingen aber am Gewässer Nr. 2 eine deutlich stärkere Überlagerung durch Pleustophyten (v. a. *Salvinia auriculata* und *Limnobium laevigatum*). Typisch für diesen Litoralbereich sind an diesen beiden untersuchten Seen Arten mit recht unterschiedlichen Wuchsformtypen. Neben der helophytischen *Sagittaria rhombifolia* und der Schwimmblattpflanze *Sagittaria guyanensis*, die beide nur an Gewässer Nr. 3 vorkamen, z. B. *Nymphoides indica, Thalia geniculata, Aeschynomene montevidensis, Utricularia obtusa* und *Eleocharis interstincta*. Gramineen (*Luziola peruviana* und *Leersia hexandra*) sind nur in einem geringen Maße vertreten. Die größte Ähnlichkeit besteht daher mit der von BECK (1983, S. 71 ff) nach *Eleocharis interstincta* benannten "grasarmen" Untergesellschaft einer "*Pontederia subovata*-Wechselwasser-Gesellschaft".

Genauso typisch und vermutlich weit verbreitet an vergleichbaren (Still-)Gewässern ist offensichtlich die kurzrasige Vegetation des oberen Uferbereichs, die nur während der Hochwasserstände relativ kurze Zeit überstaut wird. Soweit bislang überschaubar besteht eine große Ähnlichkeit der Ausbildungen an den hier beschriebenen Gewässern des 'Schwemmkegels' sowohl zu den von BECK (1983) und HAASE (1989) von bolivianischen 'bajios' beschriebenen "*Eleocharis minima*-Kurzrasen" bzw. Untereinheiten einer "*Paratheria prostrata-Eleocharis minima* community", als auch – nach eigenen Beobachtungen – zu den entsprechenden Gesellschaften an Umlaufseen des südlichen Pantanal (Mato Grosso do Sul/Brasilien). Für diesen gesamten Bereich sind diesen niedrigen, beweideten Rasen neben *Eleocharis minima* vermutlich auch *Diodia kuntzei, Mayaca sellowiana* und *M. fluviatilis,* sowie *Echinodorus tenellus* bzw. *E. bolivianus* gemeinsam. Im untersuchten Gebiet kommt zumindest *Bacopa salzmannii* als charakteristische Art hinzu. Regelmäßige, bereits etwas höherwüchsige Begleiter sind hier *Eleocharis sellowiana, Hydrocotyle bonariensis, Cyperus obtusatus* und *Luziola peruviana.* Augenfällig sind neben der standörtlichen Vergleichbarkeit die recht große Übereinstimmung hinsichtlich der Wuchsformtypen und – auf Gattungsniveau – sogar einige floristische Gemeinsamkeiten mit dem Hydrocotylo - Baldellion der nördlichen Hemisphäre.

Die aquatische Vegetation des Gewässers Nr. 6 war offenbar während des letzten Hochwassers weitestgehend ausgeräumt worden, so daß sie sich nun wieder am Beginn einer "Kompensationsphase" (NEIFF 1978) befand. Die Zonierung, wie sie am Nordufer angetroffen wurde, entspricht den Abfolgen an vergleichbaren Altwässern der größeren Flüsse, wie sie z. B. von FRANCESCHI & LEWIS (1979) dargestellt wurden. Deutlich ausgeprägt sind vor allem der von *Polygonum*-Arten dominierte Bereich des "cataysal" oberhalb der flutenden Vegetation, sowie die von *Panicum prionitis* beherrschten "pajonales", die von den Hochwässern regelmäßig überflutet werden, und die in verschiedenen Ausbildungen entlang des Rio Paraguay und des Rio Paraná z. T. weit verbreitet sind (vgl. ESKUCHE 1986; LEWIS, FRANCESCHI & PRADO 1987). Die hier beobachtete "*Panicum prionotis* - Wiese" leitet

vermutlich aufgrund des relativ sandigen Bodens zum ebenfalls flußbegleitenden '*Mimosa pigra*-Gebüsch' ("matorral de *mimosa*") über.

Zusammenfassung

An verschiedenen flachen Seen nahe der Mündung des Rio Ypané wurden die schwimmende Vegetation und die Ufervegetation untersucht. Beschrieben und durch Transekte dargestellt werden 1. die initialen Stadien einer 'Schwimmenden Wiese' bzw. eines 'embalsado' auf einem kleinen sehr nährstoffreichen Gewässer, 2. unterschiedliche Ausbildungen der 'embalsados' auf vermutlich alten Umlaufseen des Rio Ypané und 3. die Vegetationszonierung an einem Altwasser des Rio Ypané. Als Ufervegetation fanden sich Pflanzengesellschaften, die in der subtropischen Region Südamerikas an entsprechenden Gewässern weit verbreitet, bisher aber wenig beschrieben sind.

Das gesamte Seengebiet wird als subrezente Schwemmlandschaft aufgefaßt.

Danksagung

Auch im Namen der anderen botanischen Teilnehmer, die an der Erarbeitung dieser Transekte beteiligt waren – Ayna Dannenberg, Joachim Schrautzer, Beate Stabenow –, bedanke ich mich ganz besonders bei dem Leiter der Exkursion, Herrn Prof. Dr. K. Böttger, für die gelungene Organisation dieser Reise. Die pH- und Leitfähigkeitsmessungen, sowie die Wasserprobennahme besorgte Rainer Brinkmann. Bedanken möchte ich mich auch bei den Eignern der Estancia Ybú, auf der wir für einige Zeit Herberge fanden. Ganz besonders herzlichen Dank aber möchte ich der Familie Speiser sagen, die uns in allen Dingen derart unterstützte, daß der Aufenthalt an den untersuchten Gewässern überhaupt erst möglich wurde.

Herzlich danken möchte ich ebenfalls Herrn Prof. Dr. U. Eskuche für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Außerdem verdanke ich ihm neben wertvollen floristischen Hinweisen auch die Überprüfung und Korrektur einiger meiner Bestimmungen (*Caperonia, Sapium, Psidium, Aniseia, Solanum, Diodia, Mesechites*), genauso wie Frau Dr. E. Zardini (*Ludwigia*). Floristische Hinweise verdanke ich auch Herrn Dr. T. M. Pedersen. Ich danke außerdem Herrn Prof. Dr. H. Sioli für die Abfassung des Resumo.

Literatur

BECK, S. G. (1983): Vegetationsökologische Grundlagen der Viehwirtschaft in den Überschwemmungs-Savannen des Rio Yacuma (Departamento Beni, Bolivien).- Diss. Bot. **80:** 186 S., Vaduz.

BURKART, A. (1957): Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Rio Paraná.- Darwiniana **11**(3): 457 - 560, San Isidro.

COOK, C. D. K. & B. J. GUT (1971): *Salvinia* in the State of Kerala, India.- Pans **17** (4): 438 - 447, London.

CORREA, M. N. (1953): Un nuevo género y cuatro especies nuevas de Orquídeas argentinas.- Darwiniana **10** (2): 157 - 168, San Isidro.

ESKUCHE, U. (1986): Bericht über die 17. Internationale Pflanzengeographische Exkursion durch Nordargentinien (1983).- Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **91:** 12 - 117, Zürich.

ESKUCHE, U. & L. ROMERO FONSECA (1982): Contribución a la biología floral de *Wolffiella lingulata* (Lemnaceae).- Bol. Soc. Arg. Bot. **21** (1-4): 259 - 268, La Plata.

FIEBRIG, C. (1933): Ensayo Fitogeográfico sobre el Chaco Boreal.- Rev. Jard. Bot. Parag. **3:** 1 - 59, Asunción.

FRANCESCHI, E. A. & J. P. LEWIS (1979): Notas sobre la vegetación del valle santafesino del río Paraná (República Argentina).- Ecosur **6** (11): 55 - 82, Corrientes.

HAASE, R. (1989): Plant communities of a savanna in northern Bolivia. I. Seasonally flooded grassland and gallery forest.- Phytocoenologia **18** (1): 55 - 81, Berlin - Stuttgart.

IRIONDO, M. H. & E. C. DRAGO (1972): Descripción cuantitativa de dos unidades geomorfológicas de la llanura aluvial del Paraná medio República Argentina.- Rev. Asoc. Geol. Arg. **27** (2): 143 - 154, Buenos Aires.

JUNK, W. J. (1970): Investigations on the Ecology and Production-Biology of the "Floating Meadows" (Paspalo-Echinochloetum) on the Middle Amazon. I. The floating vegetation and its ecology.- Amazoniana **2** (4): 449 - 495, Kiel.

JUNK, W. J. (1973): Investigations on the Ecology and Production-Biology of the "Floating Meadows" (Paspalo-Echinochloetum) on the Middle Amazon. II. The Aquatic Fauna in the Root Zone of Floating Vegetation.- Amazoniana **4** (1): 9 - 102, Kiel.

JUNK, W. J. (1983): Ecology of Swamps on the Middle Amazon.- In: GORE, A. J. P. (ed.): Mires: swamp, bog, fen and moor.- Ecosystems of the world **4B:** 269 - 294, Elsevier, Amsterdam - Oxford - New York.

LEWIS, J. P., FRANCESCHI, E. A. & D. E. PRADO (1987): Effects of extraordinary floods on the dynamics of tall grasslands of the river Paraná valley.- Phytocoenologia **15** (2): 235 - 251, Stuttgart - Braunschweig.

LUTHER, H. (1949): Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten.- Acta Bot. Fenn. **44:** 1 - 15, Helsingfors.

MAACK, R. (1962): Neue Forschungen in Paraguay und am Rio Paraná. Die Flußgebiete Monday und Acaray.- Die Erde **1962** (1): 4 - 48, Berlin.

NEIFF, J. J. (1978): Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio.- Physis (B) **38** (**95**): 41 - 53, Buenos Aires.

NEIFF, J. J. (1982): Esquema sucesional de la vegetación en islas flotantes del Chaco Argentino.- Bol. Soc. Arg. Bot. **21** (1-4): 325 - 341, La Plata.

NEIFF, J. J. & A. POI DE NEIFF (1978): Estudios sucesionales en los camalotales chaqueños y su fauna asociada. I. Etapa seral *Pistia stratiotes – Eichhornia crassipes*.- Physis (B) **37** (95): 29 - 39, Buenos Aires.

POPOLIZIO, E. (1970): Algunos rasgos de la geomorfologia del nordeste argentino.- Bol. Soc. Arg. Bot. **11** Supl.: 17 - 35, La Plata.

REISS, F. (1973): Zur Hydrographie und Makrobenthosfauna tropischer Lagunen in den Savannen des Território de Roraima, Nordbrasilien.- Amazoniana **4** (4): 367 - 378, Kiel.

SAINT-PAUL, U. & G. M. SOARES (1987): Diurnal distribution and behavioral responses of fishes to extreme hypoxia in an Amazon floodplain lake (Brazil).- Environ. Biol. Fishes **20** (2): 91 - 104, Dordrecht.

SCHELPE, E. A. C. L. E. (1961): The Ecology of *Salvinia auriculata* and Associated Vegetation on Kariba Lake.- The Journal of South African Botany **27** (3): 181 - 187, Kirstenbosch.

SCHULZ, A. G. (1961): Nota sobre la vegetación acuática chaqueña. "Esteros" y "embalsados".- Bol. Soc. Arg. Bot. **9:** 141 - 150, La Plata.

TUR, N. M. (1965): Un caso de epifitismo acuático.- Bol. Soc. Arg. Bot. **10** (4): 323 - 327, La Plata.

TUR, N. M. (1971): Nuevos casos de epifitismo acuático.- Bol. Soc. Arg. Bot. **13** (4): 243 - 249, La Plata.

TUR, N. M. (1972): Embalsados y camalotales de la región isleña del Paraná Medio.- Darwiniana **17:** 397 - 407, San Isidro.

WIENS, F. (1986): Zur lithostratigraphischen, petrographischen und strukturellen Entwicklung des Rio Apa-Hochlandes, Nordost-Paraguay.- Clausthaler Geowissenschaftliche Dissertationen **19:** 1 - 280, Clausthal-Zellerfeld.

WILHELMY, H. (1958a): Das große Pantanal in Mato Grosso.- Verhandlungen des Deutschen Geographentages **31:** 45 - 71, Wiesbaden.

WILHELMY, H. (1958b): Umlaufseen und Dammuferseen tropischer Tieflandflüsse.- Z. f. Geomorph. N. F. **2:** 27 - 54, Berlin.

ZIMMERLI, S. (1988): Vegetation und Standort von Schwingrasen in der Schweiz.- Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **102:** 105 S., Zürich.